Insekter och mosaiklandskap

THOMAS APPELQVIST, RICKARD GIMDAL & OLA BENGTSON

Appelqvist, T., Bengtson, O. & Gimdal, R.: Insekter och mosaiklandskap. **[Insects and mosaic landscapes.]** – Entomologisk Tidskrift 122 (3): 81-97. Lund, Sweden 2001. ISSN 0013-886x.

Many organisms utilise two or more habitats during the completion of their life-cycles. Birds and mammals are well known in this respect, but the insects' multi-habitat use has attracted less attention among ecologists. We discuss the importance of tall grass and herb vegetation for butterflies and also the fact that many species use one habitat as larvae and another as adults. Examples of multi-habitat use are also given from other groups of insects such as wild bees, hoverflies and aphids.

The multi-habitat use in the temperate parts of the world has most likely evolved in a mosaic, savannah-like landscape grazed by large herbivores during the Tertiary period and the Pleistocene epoch. The temperate savannah does not exist today, but many of its structures and species have been preserved in the small-scale agricultural landscape.

We also discuss nature conservation implications and the importance of understanding the evolutionary history of the present landscape. Following this reasoning it is vital to look upon deciduous woodland and grassland not as separate units, but as a whole – the functional remnants of the *temperate savannah* – where pastures, tall grass and herb vegetation, scrub, old trees, dead wood, groves and forests form mosaics.

Thomas Appelqvist & Rickard Gimdal, Pro Natura, Träringen 66, SE-416 79 Göteborg, Sweden.
Ola Bengtson, Pro Natura, Nicoloviusgatan 6A, SE-217 57 Malmö, Sweden.

Inledning

I solbelysta blommor på öppna ängar och i skogsbryn finner man ofta olika vedinsekter som blombockar, bladhorningar, glansbaggar, tornbaggar och blombaggar men också rovsteklar, vildbin och blomflugor. Blommorna nyttjas främst som näringskälla men också som parningsplatser. Man kan förmoda att tillgång till proteinrikt pollen är viktigt för många vedinsekters reproduktion. Det vore annars svårt att förklara varför de skulle exponera sig på detta sätt gentemot olika predatorer. Detta beteende kräver att det finns solbelysta öppna platser med blommor och tillgång på död ved inom rimliga avstånd från varandra. Skogsgläntor och glesa skogar är överhuvudtaget mycket artrika insektsmiljöer medan täta och skuggiga lundar (skog i s.k. fri utveckling) har en helt annorlunda och kanske också fattigare insektsfauna.

Vi vill i denna artikel, med hjälp av exempel från olika insektsgrupper, belysa den betydelse som betets variation i tid och rum och framförallt landskapets mosaikstruktur har (och har haft) för södra Sveriges mångfald av insekter. Vi ger också några tänkbara förklaringar till mosaiklandskapets uppkomst. Dessutom tycker vi att mosaiklandskapens rika insektsfauna ger goda argument för att skydda och sköta sydliga lövskogar och odlingslandskap som en funktionell enhet.

Ett mycket stort antal organismer är direkt eller indirekt beroende av flera olika miljöer under sin livscykel. Att fåglar och däggdjur utnyttjar många olika biotoper i ett landskap är välkänt

(Law & Dickman 1998). Att ett liknande beroende av flera olika biotoper också är mycket vanligt hos insekter är däremot mindre omskrivet. Många insekter utnyttjar dessutom olika element i biotoperna, exempelvis död ved, blottad mineraljord och blomsterrika ängar på ett sätt som ryggradsdjuren inte gör.

Miljöer som innefattar skog, successionsmarker och hävdad öppen mark är artrika av åtminstone tre olika skäl:

- Såväl arter knutna till slutna skogar (naturskogar) som arter knutna till öppna miljöer (naturliga betes- och ängsmarker) kan finnas inom området.
- Ekotonmiljöerna (miljöer som finns mellan två olika biotoper t.ex. skogsbryn, strandskog) mellan de olika biotoperna utgör egna specifika miljöer med unika artsammansättningar. Högörtsängar och buskmarker är mycket insektsrika ekotonmiljöer.
- Arter som är beroende av att två eller flera biotoper finns inom ett relativt begränsat område blir inskränkta till mosaiklandskap.

Små områden brukar som regel ha en mer trivial artuppsättning än stora områden (Ås 1999). Det är därför sällan en bra naturvårdsstrategi att försöka skydda "alla arter överallt", eftersom detta som regel leder till en minskning av den totala artrikedomen. Små, värdefulla skogsavsnitt och avsnitt med naturliga betes- och ängsmarker måsta hållas intakta och gärna utökas där det går.

Svagt hävdade eller igenväxande högörtsängar och buskmarker är mycket värdefulla insektsmiljöer. Många insektsgrupper finns huvudsakligen i dessa naturtyper. Det gäller t.ex. vårtbitare, borrflugor (liksom de flesta andra fröpredatorer), vildbin, dagfjärilar, bastardsvärmare och fallbaggar (släktet *Cryptocephalus*). Insektslivet är så rikt och varierat att det skulle fordra en egen sammanställning men vi exemplifierar det här endast med gruppen dagfjärilar.

Hur insekterna nyttjar flera biotoper under sin livscykel är föga uppmärksammat inom naturvården, varför det får bli huvudtemat i denna framställning och exemplifierat med grupperna vildbin, blomflugor och bladlöss. Vi försöker också sammanfatta den terminologi som har utvecklats för dessa insekter.

Totallivsrum och dellivsrum

Man talar ibland om arternas totallivsrum och dellivsrum (Kullenberg 1991). Totallivsrummet omfattar alla biotoper och element (dellivsrum) som en art utnyttjar under olika stadier av sin livscykel. Under den period larverna utvecklas är det emellertid många grupper, speciellt vildbin, grävsteklar och getingar, som utnyttjar flera olika dellivsrum för att finna spelplats, boplats, bomaterial, pollen, nektar eller bytesdjur. Dessa dellivsrum som utnyttjas koncentrerat i tiden kallas partiella habitat (Westrich 1996). Eftersom insekterna ofta har en kortare aktionsradie än ryggradsdjuren blir det betydelsefullt att dellivsrummen finns inom ganska korta avstånd från varandra (Wesserling & Tscharntke 1995).

Viktiga dellivsrum hos insekter är:

- Spelplatser – Områden där vuxna djur finner en partner och parar sig. Dagfjärilar nyttjar ofta skogsbryn, solitärträd, trädgrupper och buskage i öppen gräsmark samt gläntor i skog (Wickman 1996). Många insekter utnyttjar brynets buskar och träd som spel- och parningsplatser (DeLettre m.fl. 1998). En blommande hagtornsbuske lyser upp landskapet och är synlig på långt håll. Detta utnyttjas av många skogslevande vedskalbaggar och andra insekter, inte bara som födokälla, utan också som ett effektivt sätt att hitta varandra och para sig (Warren & Key 1991). Skogsbrynens grenar och blad ger också en rumsligt definierad gräns som utnyttjas som spelplats av vissa fjärilar, t.ex. antennmalar inom släktet *Adela*.
- Platser där larverna utvecklas – Många insekter är specialiserade och utnyttjar bara en enda eller någon grupp av närstående växter som värdväxter för sina larver. Dessa värdväxter måste dessutom finnas i rätt miljö och i tillräcklig mängd – exempelvis utnyttjar gullvivefjärilen helst storvuxna gullvivor som står tätt och som beskuggas av träd eller buskar (Kruys 1998, Greiff-Andersson 1998). Andra arters larvutveckling äger rum i död ved av olika slag. Vissa arter föredrar solexponerad ved medan andra finns i fuktig ved i skuggiga miljöer (Jonsell m.fl. 1998).
- Områden där de vuxna djuren söker föda – Många insekter är som vuxna beroende av helt

andra miljöer än dem där larvutvecklingen äger rum. Högvuxna växter såsom väddar, tistlar och gullris är till exempel mycket viktiga födoväxter för flera dagfjärilar. Också många vedlevande långhorningar behöver nektarrika blomstermiljöer under sin imagotid, miljöer som måste finnas inom räckhåll från lämpliga dödvedsmiljöer. Liknande behov har också många blomflugor, grävsteklar, parasitsteklar samt solitära getingar och bin. Hos vildbin kanske man här kan skilja på växter där de hämtar pollen till sin avkomma och växter där de äter pollen och nektar för sin egen överlevnad, eftersom det ofta rör sig om olika växter som kan finnas på åtskilda platser (Westrich 1996).

- Övervintringsplatser – Vissa insekter överlever vinterperioden på speciellt skyddade ställen. Detta gäller särskilt de arter som övervintrar i imagostadiet. Viktiga miljöer i dessa avseenden är murken ved, döda träd, grov bark, grenar med mycket hänglavar, igenväxningsmarker med torra högörter, platser med tjock förna eller högt gräs och stenrösen.

Dagfjärilar

De flesta dagfjärilar har blivit ovanligare i sen tid och många av dem har fått minskad utbredning (Thomas 1991, 1995). I Sverige har vi funnit 127 olika dagfjärilar, 113 av dem förekommer regelbundet och 31 av dem är med på rödlistan (Gärdenfors m.fl. 2000). En lång rad studier av dessa djur har utförts de senaste åren – speciellt i England – och de pekar på två viktiga faktorer som begränsar förekomsten, nämligen:

- Larvernas habitatkrav (Erhardt & Thomas 1991).
- Habitatfläckarnas storlek och isoleringsgrad i relation till fjärilarnas spridningsförmåga (Dennis m.fl. 1998, Ebenhard 1995, Hill m.fl. 1996).

De viktigaste orsakerna till dagfjärilarnas tillbakagång brukar anges som igenväxning av ängs- och hagmarker samt kanträjning och avverkning av åkerholmar (Oates 1995, Götmark m.fl. 1998) men många andra orsaker har också diskuterats (Warren 1992). Den gängse teorin menar således att minskad hävd ger sämre förutsättningar för deras respektive värdväxter vilket på sikt leder till att habitatfläckarna minskar och isoleras. Arealen ängs- och hagmarker har ju minskat dramatiskt och samtidigt blivit mer fragmenterad under hela 1900-talet (Eriksson & Hedlund 1993). Detta är – tror vi – en förenklad bild av utdöendeprocessen, dels därför att de flesta dagfjärilar minskar trots att deras värdväxter fortfarande är vanliga, dels därför att många arter som minskar snabbt är beroende av tidiga successionsstadier (således inte välhävdade marker) (Greiff-Andersson 1998).

Av de 31 rödlistade arterna är 4 arter endast funna i fjällen och en art i skogsmark. Av de 26 återstående arterna är endast 8 helt knutna till odlingslandskapet – de övriga finns dessutom i andra naturtyper som urbana miljöer, havsstränder och skogar (Gärdenfors m.fl. 2000). De åtta arter som anses helt knutna till odlingslandskapet har värdväxter enligt Tab. 1.

Det är slående att merparten av dessa värdväxter inte är sådana som snabbt minskar i sam-

Tab. 1. Värdväxter för åtta arter fjärilar som anses knutna till odlingslandskapet.

Host plants for eight species of butterflies associated with cultivated areas.

bastardpärlemorfjäril (*Fabriciana niobe*)	ängsviol, buskviol
gullvivefjäril (*Hamearis lucina*)	gullviva
allmän ängssmygare (*Hesperia comma*)	gräs (*Poa*, *Festuca*)
svartfläckig blåvinge (*Maculinea arion*)	backtimjan, kungsmynta (under torra år)
veronikanätfjäril (*Mellicta britomartis*)	svartkämpar, teveronika, axveronika
kattunvisslare (*Pyrgus alveus*)	solvändor, småborre, fingerört
fransk blomvisslare (*Pyrgus armoricanus*)	brudbröd
plommonsnabbvinge (*Strymonidia pruni*)	slån (gärna beskuggade, äldre buskar)



*Fig. 1. Bastardsvärmare håller till i högvuxen vegetation. De klara färgerna är varningsfärger. Övervintrande puppor sitter högt i vegetationen och är känsliga för slåtter och bete. Allmän bastardsvärmare (**Zygaena filipendulae**) vid Bohus-Malmön, Bohuslän. Foto Anders Amundusson 29.7 1995.*

*Burnets, like this six-spot burnet (**Zygaena filipendulae**), prefer meadows with high vegetation. The pupae hibernate high in the vegetation and are vulnerable to haymaking and grazing.*



*Fig. 2. Äggläggande hagtornsfjäril (**Aporia crataegi**) vid en slånbuske. Foto: Rickard Gimdal.*

*Egg-laying Black-veined white (**Aporia crataegi**) on blackthorn (**Prunus spinosa**).*

band med utebliven/minskad hävd. Alla dessa växter har ökat sin populationsstorlek efter 5 år av ohävd och endast timjan, axveronika, teveronika, ängsviol och solvända beräknas att ha en mindre population efter 20 år (Ekstam och Forshed 1992). Flera av växterna är däremot igenväxningsarter, brynväxter eller halvskuggeväxter, t.ex. gullviva, kungsmynta, småborre och slån! Det tycks också vara så att dagfjärilsfaunan är som artrikast just i igenväxande marker (Askling & Ignell 1995).

För de 18 dagfjärilar med hemvist inte bara i odlingslandskapet utan också i andra miljöer – urbana miljöer, skärgårdar och skogar – blir detta ännu tydligare. Här finns t.ex. Donzels blåvinge (*Aricia nicias*) på nävor (Wiklund 1977a), boknätfjäril (*Euphydryas maturna*) på solexponerade buskar av olvon och småträd av ask (Eliasson 1991), körsbärsfuks (*Nymphalis polychloros*) på alm och fågelbär, kovetenätfjäril (*Melitaea diamina*) på vänderot, järneksnabbvinge (*Satyrium ilicis*) på ung ek, stor skimmerfjäril (*Apatura iris*) på viden och kronärtsblåvinge (*Plebejus argyrognomon*) på sötvedel.

Ärenprisnätfjärilen (*Euphydryas aurinia*), som lever på ängsvädd, vilar ofta sittande på toppen av höga grässtrån och gynnas främst av extensivt bete (Cederberg & Löfroth 2000). Bastardsvärmarna är en annan starkt hotad liten familj av fjärilar (4 av 7 arter är med på hotlistan) som gärna håller till i högvuxen vegetation. Eftersom övervintrande puppor finns högt upp i vegetationen är de känsliga för slåtter och hårt bete.

Den under larvperioden skogslevande allmänna pärlemorfjärilen (*Fabriciana adippe*) är en av de dagfjärilar som minskat mest i England (Warren 1995). Larverna lever av violer (i England skogsviol och buskviol) och larverna söker sig under kalla perioder till solvarma platser som bryn och gläntor. Arten är således bunden till kantskogar och störd eller nyröjd lövskogsmark.

De vuxna djurens habitatkrav anses mindre betydelsefulla i sammanhanget. De förekommer annars främst i högörtsängar och i buskrika bryn och skogskanter eftersom de främst ägnar sig åt nektarsök och parningslekar. Dagfjärilarna har sin största artrikedom i svagt betade marker, och den artrikaste dagfjärilsfaunan finner man ofta på lokaler som varit ohävdade i 10-15 år (Götmark m.fl. 1998). Många arter är dessutom beroende av mer högvuxen vegetation för skydd och näringssök.

Det tycks således vara så att svagt hävdade marker och bryn-buskmarker är viktiga miljöer för rödlistade dagfjärilar. Enbart hårdhävdade

odlingslandskap ger en artfattig dagfjärilsfauna (Oates 1995). Bryn och skogskanter ger ett speciellt mikroklimat (Forman & Baudry 1984) och blir därmed ofta bra miljöer för larverna (dårgräsfjäril och allmän pärlemorfjäril) men också ofta värdefulla spel- och parningsplatser (Wickman 1996). Oates (1995) pekar på ett antal viktiga faktorer att ta hänsyn till när man jobbar med naturvård och dagfjärilar och två av dessa kan sammanfattas enligt följande:

- Betesperiodens längd. Det bästa är att ha bete enbart sensommar–höst. Det är viktigt att ha grässvålar med olika genomsnittlig höjd eftersom flertalet dagfjärilar föredrar högt gräs (gräshöjd 8-30 cm)
- Beta inte hela ytan alla år utan lämna partier obetade varje år (rotational grazing). Många torra lokaler (t.ex. skärgårdsmiljöer) behöver inte betas alla år utan kanske bara vart tredje eller vart fjärde år.

Det kan också vara så att de vuxna djurens preferens för svaghävdade marker och det faktum att de ofta utnyttjar andra marker än vad larverna gör och att de utnyttjar mosaiker på ett specifikt sätt har bidragit till gruppens kräftgång (Weibull m.fl. 2000). Ett begränsat antal, högvuxna och nektarrika blommor bestämmer till stor del de vuxna djurens utbredning och därmed också på vilka platser som det oftare sker äggläggning (Murphy m.fl. 1984, Loertscher m.fl. 1995). Dagfjärilarna uppsöker speciellt solvarma platser när lufttemperaturen är låg och flyttar sig till mera exponerade ställen eller patrullerar allteftersom temperaturen stiger (Shreeve 1984, Davies 1978, Dennis 1982). De små rummen med förhöjda temperaturer som skapas intill buskarna är speciellt viktiga för många insekter i norra Europa (Thomas 1993).

Exempel på fjärilsarter som nyttjar olika miljöer eller mosaiker under sin livscykel (Tab. 2):

Dårgräsfjärilen (*Lopinga achine*) trivs bäst i glesa skogar (krontäckning mellan 65 och 85 %) med en stor mängd kantzoner (Bergman 1998). Honan lägger helst sina ägg på marken i närheten av värdväxten, lundstarr (*Carex montana*), främst de som står i halvskugga i skogskanter. Detta har tolkats så att fjärilen troligen har utvecklats tillsammans med stora betande djur i lövskogarna där det naturligt har funnits gott om skogsgläntor (Bergman 1996).

Kamgräsfjärilen (*Coenonympha pamphilus*) lever oftast på öppna, välbetade betesmarker. De fullvuxna djuren besöker inte blommor så flitigt utan ägnar sig nästan helt åt att säkra artens fortbestånd. Larverna lever av olika gräs, gärna fårsvingel. Hanarna samlas ofta kring buskar



*Fig. 3. Kovetenätfjäril (**Melitaea diamina**) hane från Tävelsrum på Öland. I det mellansvenska inlandet förekommer arten främst på hyggen medan den i södra Sverige håller till på extensivt betade fuktängar. Larverna är helt knutna till vänderotsväxter (Valerianaceae). Foto: Anders Amundusson 9.6 1992.*

*False heath fritillary (**Melitaea diamina**) male. The larvae are found only on valerians (**Valeriana spp.**).*



*Fig. 4. Stor skimmerfjäril (**Apatura iris**) hane vid Kullen i Skåne. Denna art har sin larvutveckling i solbelysta sälgbuskage men tillbringar som fullbildad fjäril sin mesta tid i höga trädkronor. Foto: Anders Amundusson 3.8 1996.*

*Purple emperor (**Apatura iris**) male. The larvae live on **Salix caprea**, **S. cinerea** and **S. alba**, exposed to sunlight, while the adults live in and around treetops.*

Tab. 2: Hur utnyttjar dagfjärilarna olika miljöer?

How butterflies use different habitats.

Art/grupp	Övervintring	Larv	Imago (föda)	Imago (fortpl.)
Mnemosynefjäril	trädbas	skog/bryn	bryn/äng	äng
Pärlemorfjärilar	skog	skog	bryn/äng	bryn/äng
Citronfjäril	skog/bryn	skog	bryn/äng	bryn/äng
Boknätfjäril	bryn	bryn/äng	bryn	bryn
Dårgräsfjäril	bryn	bryn	bryn	bryn
Plommonsnabbvinge	bryn	bryn	bryn/äng	bryn/äng
Gulfläckig glanssmygare	bryn	bryn	bryn/äng	bryn/äng
Skogsvitvinge	äng	äng	skog	skog
Aurorafjäril	torräng/fuktäng	torräng/fuktäng	äng/bryn	äng/bryn
Svartfläckig blåvinge	torräng/bryn	torräng/bryn	äng/bryn	äng/bryn
Donzels blåvinge	bryn	bryn	bryn	bryn
Kronärtsblåvinge	bryn	bryn	bryn/äng	bryn/äng
Vitfläckig guldvinge	äng	äng	äng/bryn	äng/bryn

Uppgifter om de olika arternas ekologi har främst hämtats ur Dal (1978).

eller solitärträd i betesmarken där de utför en slags lek för att konkurrera om honor (Wickman 1996).

Citronfjärilen *(Gonapteryx rhamni)* är en av våra första vårfjärilar eftersom den övervintrar som fullbildad. På våren besöker den inte blommor så ofta utan ägnar sig åt parning och äggläggning. Larverna lever huvudsakligen av brakved, som främst växer i skogsmark och vid sjöstränder. Den nya generationen, som kläcks under eftersommaren, besöker högvuxna och nektarrika blommor, såsom ängsvädd och tistlar i åker- och skogsbryn. Det är viktigt att individerna får mycket näring för att de ska klara vintern (Jennersten 1980).

Aurorafjärilens *(Anthocharis cardamines)* larver lever av frön av olika korsblommiga växter, främst ängsbräsma och backtrav. En del larver är också kannibaler eftersom de äter upp mindre larver. Äggläggning och parning sker på våren då fjärilarna ibland besöker vårblommor, t.ex. gullviva. Regniga somrar blir överlevnaden bäst på backtrav och torra somrar blir den bäst på ängsbräsma. Arten behöver därför både torrängar och fuktängar nära varandra (Wiklund & Åhrberg 1978, Dempster 1997).

Skogsvitvingen *(Leptidea sinapis)* flyger under försommaren och honorna lägger ägg på olika ärtväxter som gulvial och kråkvicker ute på öppna ängsmarker. De fullbildade fjärilarna söker föda och parar sig i gles skogsmark där de nästan uteslutande utnyttjar gökärt, skogs- och ängsvioler (Wiklund 1977b).

Vildbin – en utsatt grupp med komplexa miljökrav

Insektspollinering är den viktigaste mutualismen mellan växter och insekter. I tempererade ekosystem är vildbin de viktigaste pollinatörerna (Weislo m.fl. 1996). Under de senaste åren har man förstått att många arter inom denna djurgrupp har minskat kraftigt (Götmark m.fl. 1998, Kearns m.fl. 1998, Williams 1995, Westrich 1996, Elmqvist 1999, Cederberg 1999). Av de 281 svenska arterna är hela 84 med på rödlistan (Gärdenfors m.fl. 2000). Denna utarmning är särskilt allvarlig eftersom den åtföljs av kraftiga förändringar i floran och landskapets struktur – växter som försvinner eller ökar förändrar också landskapets innehåll av speciella biotoper, landskapselement (t.ex. tillgången på fjolårsstänglar, solvarma bryn etc.) och markkemiska egenskaper (t.ex. genom att många storvuxna vildbin till stor del pollinerar kvävefixerande storblommiga ärtväxter) (Bronstein 1995).

Tab. 3: Några släkten av vildbin och deras mosaikberoende.

Some bee-genera and their association with a multi-habitat envireonment.

Släkte	Boplats	Bomaterial	Födosök	Spelplats
Osmia	ved/snäckskal	exponerad lera/jord/ grus, blad/kronblad	vide	—
Eucera	sand/jord	—	*Corydalis*	—
Anthophora	sand/jord	—	*Pulmonaria*	—
Lasioglossum	sand/jord	—	Korgblommiga	—
Bombus	igenväxningsmark/ sorkgångar etc	—	*Salix*/skogsmark/ öppna marker	trädtoppar/ buskar
Apis	skog/hålträd	—	öppenmarker/busk-marker	trädtoppar/buskar
Macropis	sand/jord	*Lysimachia*	*Lysimachia*	högörtsäng
Andrena	sand/jord	—	lundväxter, ljung/blåbär, *Veronica*, *Potentilla*	— —
Anthidium	sand/jord	kungsljushår	ogräsmarker	—
Colletes	sand/jord	—	korgblommiga	—
Halictus	sand/jord	—	läppblommiga, lejongapsväxter	—
Chelostoma	ved	—	gles skog/äng, blåklockor, smörblommor	blåklockor

Uppgifter om de olika arternas ekologi har främst hämtats ur Westrich (1989).

Många naturvårdare anser att dessa samband borde uppmärksammas mer (Kearns & Inouye 1997).

I småskaliga mosaiklandskap blir artrikedomen och förekomsten av vildbin särskilt hög eftersom deras olika krav på boplatser, näringsväxter och spelplatser här tillgodoses (Sörensson 2000). Inom naturvården måste man ta hänsyn till att dessa djur utnyttjar vitt skilda biotoper som ofta ligger spridda från varandra åtskilda av miljöer som de inte utnyttjar (Westrich 1996). Vildbin och grävsteklar utnyttjar sina dellivsrum samtidigt och inte sekventiellt som annars är grundregeln inom insektsvärlden. Dessa partiella habitat måste ligga inom binas födosöksavstånd, vilket varierar från några få meter till en halvmil. De flesta solitära vildbin utnyttjar landskapet inom en radie av högst 500 m (Wesserling & Tscharntke 1995).

Intressanta partiella habitat är framför allt blottad mineraljord av olika slag eftersom de flesta svenska vildbin bygger kolonier (dvs. aggregationer av bon) i sådana marker. Viktiga landskapselement med lämpliga boplatser är övergivna sand- och grustag, erosionshak vid vägar och naturliga erosionshak intill sjöar och vattendrag men också betade torrbackar där djurens tramp kan skapa jordblottor av olika slag. De arter som bygger bon i ved utnyttjar torrträd och lågor, omålade träbyggnader och trästaket. Andra arter utnyttjar torra fjolårsstänglar av högörter, och vissa citronbin (släktet *Hylaeus*) bygger uteslutande i galler av fritflugan (*Lipara lucens*) på bladvass! Det finns också arter som bygger sina bon i tomma snäckskal. Snår med riklig nektarproduktion (t.ex. slån, björnbär och hagtorn) har visat sig spela en nyckelroll för många vildbin (Yeboah & Woodell 1987, Corbet 2000). Man har visat att det finns ett klart samband mellan förekomsten av dessa partiella habitat och förekomsten av vildbin (Steffen-Dewenter & Tscharntke 2000).

En del vildbin fodrar sina bogångar med speciella växtdelar, och dessa växter finns kanske i ett annat partiellt habitat. Oljebiet (*Macropis europaea*) utnyttjar glandelhår på kronbladen av *Lysimachia* medan ullbin (släktet *Anthidium*) använder hår från växter, t.ex. kungsljus och



Fig. 5. Många vildbin och grävsteklar är beroende av död ved och odlingslandskap. Ett vedlevande murarbi (släktet ***Osmia****) vid bomynningen. Foto: Mats W. Petterson.*

*Many wild bees and digger wasps need dead wood and cultivated areas for their survival. Above a woodliving mason bee (****Osmia sp.****).*



*Fig. 6. Ett ullbi, (****Anthidium sp.****) som sitter på blad av den ullhåriga trädgårdsväxten lammöron (****Stachys byzantina****). Foto: Mats W. Petterson.*

*A carder bee (****Anthidium sp.****) sitting on a silvery grey leaf of woolly Lamb's-ear (****Stachys byzantina****), a popular garden plant.*

lammöron. Bladskärarbin (släktet *Megachile*) använder utskurna bitar av blad eller kronblad från speciella växter.

Ett annat mycket viktigt partiellt habitat är lokaler med foderväxter. En stor andel av arterna är oligolektiska, dvs. de utnyttjar endast en växtart, eller en grupp närstående växtarter, när de samlar in pollen till sin avkomma. Det räcker ofta inte med några utspridda plantor utan pollenkällan måste vara tillräckligt stor. Dessa oligolektiska arter kan utnyttja helt andra växter för att förse sig med nektar, och dessa växter är också en viktig resurs som måste finnas inom deras födosöksområde.

Slutligen kan en del arter förlägga sin parning eller svärmning till vissa speciella landskapselement. Så svärmar t.ex. stenhumlan i och omkring trädtoppar – en biotop där den annars sällan håller till (Bergman 1997).

Denna viktiga och inom den svenska naturvården nästan helt bortglömda grupp kan därför se sina livsrum helt försvinna trots att naturvården arbetar ambitiöst med "sina" renodlade naturvårdsobjekt – slåtterängar, betesmarker och skogsreservat. Ett sätt att gynna gruppen är att bevara och återskapa landskapets mosaikstruktur och identifiera denna som ett särskilt naturvärde (Cederberg 1999).

Blomflugor

Blomflugor är en artrik flugfamilj (360 svenska arter) där de olika arterna ofta är beroende av att det samtidigt finns tillgång till många olika biotoper. 43 arter är med på rödlistan (Gärdenfors m.fl. 2000). De vuxna flugorna spelar en stor roll som pollinatörer (Torp 1994). De besöker främst blommor med lättillgängligt pollen. De är t.ex. vanliga i äppelblom och utgör en viktig del av de pollinatörer som finns där. Deras behov av pollen och nektar gör att man främst hittar dem i skogsbryn, gläntor och på högörtsängar. En stor grupp blomflugor har larver som lever av att suga ut bladlöss av olika slag. Larverna är som regel polyfaga och jagar många olika arter av bladlöss, huvudsakligen på träd och buskar. Andra arter lever av fjärilslarver i samma miljöer.

Sambandet mellan hög artrikedom och en mosaikstruktur i landskapet förstärks ytterligare genom att många rovdjur har blomflugor som en viktig del (ibland den enda) i sin föda. Den vedlevande rovflugan *Laphria flava*, den spillningslevande rovflugan *Asilius crabroniformis* och den stora sandlevande läppstekeln (*Bembix rostrata*) livnär sig huvudsakligen av storvuxna blomflugor. Rovstekeln *Ectemnius ruficornis* (*=planifrons*) bygger bon i ved och samlar uteslutande blomflugor till sina larver.

Tab. 4: Några släkten av blomflugor och deras mosaikberoende.

Some hooverfly-genera and their association with a multi-habitat envireonment.

Art/släkte	Larvbiotop	Imagobiotop
Fagisyrphus cinctus	bok, äter bladlusen *Phyllaphis fagi*	bryn/äng
Meligramma	lövträd	bryn/äng
Parasyrphus	barrträd	bryn/äng
Melangyna umbellatarum	alm, strätta	bryn/äng
Melangyna lasiophthalma	lönn	vårblommor
Melangyna quadrimaculata	ädelgran	vårblommor
Didea alneti	ek	bryn/äng
Didea intermedia	tall, äter bladlusen *Schizolachnus pinetis*	bryn/äng
Eriozona syrphoides	gran	bryn/äng
Heringia heringi	alm, äter bladlusgaller av bladlusen *Eriosoma lanuginosum*	bryn/äng
Cheilosia	rötterna av olika växter som hundkäx, flenört, tistlar, vitskråp och gullviva	bryn/äng
Cheilosia	soppar (*Suillus, Leccinum*)	bryn/äng
Portevinia maculata	ramslök	bryn/äng
Eristalis	näringsrika småvatten	bryn/äng
Helophilus	näringsrika småvatten	bryn/äng
Neoascia "vedgruppen"	ved, savflöden	bryn/äng

Uppgifter om de olika arternas ekologi har främst hämtats ur Torp (1994).

Till de vedlevande blomflugorna hör t.ex. de stora getingliknande arterna inom släktena *Temnostoma* och *Spilomyia* samt alla vedflugor (släktena *Xylota, Chalcosyrphus* m.fl.). Skadade grenar och stammar med savutflöde utnyttjas av arter som *Hammerschmidtia ferruginea, Pocota personata, Ceriana conopsoides* och *Lejota ruficornis*. I vattenfyllda trädhåligheter och annan mycket blöt ved kan man hitta representanter för "slamflugegruppen", såsom *Mallota cimbiciformis* och *Myathropa florea*.

De vedlevande blomflugorna är således till stor del beroende av fuktig och beskuggad ved eller gamla träd under larvtiden medan de vuxna djuren besöker blommor för näringsupptag och parning. De skiljer sig därigenom från många vedskalbaggar som ofta lever i mer torr och solexponerad ved (Nilsson & Baranowski 1994, 1996, Ranius & Jansson 2000). En artikel som presenterar naturvårdsproblematik knuten till denna grupp av fuktfördragande tvåvingar har skrivits av Sörensson (1996). Nyligen har man också börjat att använda blomflugorna som indikatorer på mosaiklandskap (Sahlén m.fl. 1999).

Många bladlöss är värdväxlare

Det finns ca 5 000 bladlusarter i världen och i det tempererade Europa finns mer än en fjärdedel av dessa. I Sverige har vi drygt 560 arter, vilket är en mycket hög andel av det totala artantalet. Ungefär 10 % av bladlössen har utvecklats så att de i vissa stadier lever på örter och under andra stadier är knutna till vedväxter. De fordrar därför att deras värdväxter finns inom rimliga avstånd från varandra. Värdväxlingen är vanligast hos de nemorala formerna och de utnyttjar här under sommaren de talrika örter som finns i öppna och hävdade miljöer. Denna strategi – värdväxling – har varit mycket lyckad och ett stort antal arter har utvecklats i vår del av världen de senaste 30 miljoner åren (Moran 1988a, Moran 1988b, Moran 1992).

Bladlössen ingår i en mycket artrik, komplicerad och ekologiskt betydelsefull näringsväv i alla landmiljöer (Gärdenfors 1984). Parasit-

Tab. 5: Exempel på värdväxling hos bladlöss.

Some aphid species and their host alternation.

Bladlusart/Species	**Primärvärd/Primary host**	**Sekundärvärd/Secondary host**
Anoecia corni	*Cornus sanguinea*	*Dactylis, Agrostis, Holcus* m.fl. Poaceae
Anoecia nemoralis	*Cornus*	*Poa, Arrhenarium, Phleum, Festuca* m.fl.
Anuraphis catonii	*Pyrus communis*	*Pimpinella saxifraga*
Anuraphis subterranea	*Pyrus communis*	Olika Apiaceae, bl.a. *Pastinacea, Heracleum*
Aphis fabae	*Euonymus europ., Viburnum op.*	*Beta, Atriplex, Chenopodium* m.fl. örter
Aphis frangulae	*Frangula alnus*	*Drosera rotundif., Lamium, Chamaenerium*
Aphis grossulariae	*Ribes*	*Epilobium* spec. *montanum*
Aphis nasturtii	*Rhamnus catharctica*	*Nasturtium, Polygonum, Veronica, Rumex.*
Aphis sambuci	*Sambucus*	*Rumex, Dianthus, Silene, Spergula* m.fl. örter
Aphis triglochinis	*Ribes rubrum+nigrum*	*Ranunculus, Drosera* m.fl. örter
Brachycaudus cardui	*Prunus* (många arter)	Olika örter, främst Asteraceae?, Boraginaceae
Brachycaudus helichrysi	*Prunus domestica+spinosa*	Asteraceae
Calopha compressa	*Ulmus* spp.	*Carex* spp.
Capitophorus eleagni	*Hippophaë*	Olika tistlar
Capitophorus hippophaes	*Hippophaë*	*Polygonum*
Capitophorus similis	*Hippophaë*	*Tussilago, Petasites*
Ceruraphis eriophori	*Viburnum opulus*	*Eriophorum, Carex, Typha, Luzula*
Cryptomyzus galeopsi dis	*Ribes* helst *nigrum*	*Galeopsis, Lamium*
Cryptomyzus ribis	*Ribes helst rubrum*	*Stachys*
Dysaphis angelicae	*Crataegus*	*Angelica sylvestris*
Dysaphis anthrisci	*Malus*	*Anthriscus sylvestris*
Dysaphis apifolii petroseli	*Crataegus*	Apiacéer (*Petroselium, Apium, Anethum*)
Dysaphis aucupariae	*Sorbus aucuparia*	*Plantago* spp.
Dysaphis bancoi bancoi	*Malus*	*Valeriana*
Dysaphis chaerophylli	*Malus*	*Chaerophyllum*
Dysaphis crataegi crataegi	*Crataegus*	Apiacéer (mest *Daucus* men även *Anthriscus*)
Dysaphis lasepitii	*Crataegus*	*Laserpitium latifolium*
Dysaphis plantaginea	*Malus*	*Plantago lanceolata*
Dysaphis pyri	*Pyrus communis*	*Galium mollugo+aparine*
Dysaphis ranunculi	*Crataegus*	*Ranunculus repens+bulbosus*
Dysaphis sorbi	*Sorbus aucuparia*	*Campanula* och *Jasione*
Eriosoma anncharlottae	*Ulmus carpin.+procera*	*Ribes alpinum*
Eriosoma patchiae	*Ulmus* spp.	*Senecio* spec. *S. jacobaea*
Hyalopterus pruni	*Prunus* spp.	*Phragmites australis*
Hyperomyzus lactucae	*Ribes*, helst *nigrum*	*Sonchus*
Hyperomyzus pallidus	*Ribes*, helst *uvacrispa*	*Sonchus arvensis*
Hyperomyzus picridis	*Ribes alpinum*	*Picris*
Hyperomyzus rhinanthi	*Ribes rubrum*	*Rhinanthus*
Hyperomyzus zirnitsi	*Ribes alpinum*	*Euphrasia*
Kaltenbachiella pallida	*Ulmus* spp.	*Mentha, Thymus, Origanum*
Melanaphis pyraria	*Pyrus communis*	*Poa, Brachypodium* m.fl. Poacéer
Metopolophium dirhodum	*Rosa* spp.	Poaceae (många släkten)
Nasonovia ribesnigri	*Ribes nigrum+uva-crispa*	Asteraceae, Scrophulariaceae
Rhopalosiphum insertum	*Malus, Crataegus, Pyrus, Sorbus*	*Poa, Dactylis, Festuca* m.fl. Poaceae
Rhopalosiphum nymphaea	*Prunus* spp.	*Nymphaea, Nuphar, Alisma* m.fl. sumpväxter
Rhopalosiphum padi	*Prunus padus*	Många Poacéer
Sitobion fragariae	*Rubus fruticosus*	Poaceae (många släkten)
Tetraneura ulmi	*Ulmus* spp.	Rötter av Poaceae

Uppgifter om de olika arternas ekologi har främst hämtats ur Heie (1980—1995).

stekelunderfamiljen bladlussteklar (Braconidae: Aphidiinae), med ett drygt hundratal arter i Sverige, har helt specialiserat sig på bladlöss. Andra insektsgrupper med en hög andel specialiserade bladluspredatorer är nyckelpigor (Coccinellidae), blomflugor (Syrphidae) och nätvingar (Neuroptera).

Bladlöss lever av att suga växtsafter. Eftersom denna är fattig på proteiner och mineraler men rik på socker kommer överskottet av socker ut i avföringen, den s.k. honungsdaggen. Bin och många myror äter honungsdagg och myrorna kan ibland försvara bladluskolonier gentemot andra predatorer, och många bladlöss har blivit specialiserade till denna miljö. De bladluskolonier som vaktas av myror blir en fördelaktig livsmiljö ("enemy-free space") för de djur som samlever med myrorna, t.ex. fjärilslarver av blåvingar och nyckelpigor inom släktet *Scymnus* (Atsatt 1981, Völkl & Vohland 1996).

Bladlössen kan leva enbart av extremt kvävefattig växtsaft därför att de har endosymbiontiska blågrönbakterier av släktet *Buchnera*. De är således dubbelorganismer med stor inverkan på kvävets kretslopp i alla landmiljöer (Baumann m.fl. 1997). Partenogenesen gör att de mycket snabbt kan bygga upp stora populationer. Deras individrikedom gör dem till stapelföda för många fåglar. Ett exempel på detta kan vara plommonbladlusen som värdväxlar mellan plommon och vass. På hösten brukar det finnas mycket stora populationer av den i sjöarnas bladvassar. De är då av mycket stor betydelse för höstflyttande fåglar som rör- och sävsångare. Utan denna födoresurs kanske sångarna inte skulle orka korsa Sahara på väg till sina vinterkvarter (Chernetsov 1998).

Mosaiklandskapets uppkomst

Det är intressant att spekulera i mosaiklandskapens (tempererade savanner sensu Rackham) uppkomst och upprätthållande. Landskapets utseende och biologiska innehåll varierade givetvis i tid och rum, men där mosaiklandskap har funnits anses de ha haft mycket hög lokal artrikedom av växter, insekter och däggdjur. En mängd olika arter växtätande hovdjur fanns under dessa perioder, och speciellt anmärkningsvärt är de många arterna mycket stora växtätare, s.k. megaherbivorer (Guthrie 1984). Det finns i dag flera olika teorier som försöker att förklara fenomenet tempererade savanner och vi ger nedan en introduktion till några olika som vi tycker är speciellt intressanta i detta sammanhang.

Guthries mosaikteori

Den amerikanska paleobiologen Guthrie (1984) menar att stora delar av Nordamerika, Asien och Europa under sentertiär och pleistocen täcktes av ett mångformigt landskap där gräsmarker omväxlade med solitärträd, buskar och skogspartier – ett slags tempererade savanner. Han visar vidare att de icke-idisslande växtätarna är beroende av denna vegetationsmosaik och menar dessutom att skaran av hovdjur utarmades dramatiskt när mosaiken försvann (i slutet av tertiär–pleistocen). På norra halvklotet fanns till exempel olika noshörningar, elefantdjur och jättetrögdjur. Dessa djur var, till skillnad från de hovdjur som dominerar i dag, enmagade och kunde inte idissla. De kunde inte heller syntetisera vissa aminosyror och vitaminer. På grund av sitt matsmältningssystem hade de en sämre förmåga att neutralisera större mängder av olika växtgifter. Detta gjorde att de enmagade växtätarna blev beroende av en mycket varierad diet där såväl kvistar och blad som gräs och örter måste ingå. De blev därför, av näringsfysiologiska skäl, hänvisade till att leva i ett mosaikartat landskap. Detsamma gäller för de elefantdjur och noshörningar som fortfarande existerar idag. Varför vegetationsmosaiken uppkom och försvann utreder Guthrie däremot inte särskilt detaljerat.

Megaherbivorteorin

De stora växtätarnas betydande kroppsstorlek gör att de behöver äta stora mängder föda för att överleva. En vuxen afrikansk elefanthane behöver konsumera 300 kilo vegetabilier om dagen för att överleva. Av detta består ca 50 % av gräs och resterande del av blad, kvistar och örter (Law 1970). Kroppsstorleken fungerar också som ett effektivt skydd mot rovdjur och populationerna regleras därför främst av tillgången på föda (Owen-Smith 1987, 1988, 1989). Detta



Fig. 7. Naturreservatet Lycke-Lilla Höjen i Västergötland (Skövde kommun). Hagen lämnades obetad under 1997. Många insekter, inte minst dagfjärilar, gynnas av att en betesmark på detta vis lämnas ohävdad för en kortare tid. Foto: Peter Nilsson 16.6. 1997.

The nature reserve Lycke-Lilla Höjen i Västergötland (Vg). This enclosed pasture-land was left ungrazed during 1997. Many insects, especially butterflies, are favoured when a pasture is left untouched for a shorter period.

innebär att de har mycket stora möjligheter att bestämma landskapens utseende (Muller-Dumbois 1972, Jachmann & Bell 1985). Det är med tanke på ovanstående resonemang sannolikt så att de stora växtätarna spelat en mycket viktig roll vad gäller danandet av vegetationens utseende under tertiär och pleistocen (se även Zimov m.fl. 1995). Om vi drar paralleller med dagens afrikanska savanner så kan ju till exempel elefanter omforma en sluten skog till ett mer eller mindre öppet gräslandskap – som sedan överges till att växa igen då vegetationen blivit alltför ensartad. Megaherbivorerna är unika i det att de kan framskapa ett mosaikartat landskap också i miljöer som från början varit slutna skogar.

Teorin om "shifting mosaics"

Under senare år har det forskats en hel del på betande djur och deras effekter på vegetationen i några stora naturreservat i Holland och Tyskland (Olff m.fl. 1999). Dessa forskningar har lett fram till en teori som beskriver hur betande djur åstadkommer en cyklisk succession i nemorala marker där olika successionsstadier alltid finns inom nära avstånd. Mekanismerna bakom dessa processer är växternas olika kemiska och fysiska försvar och djurens betespreferenser. De flesta herbivorer kan därför bidra till att upprätthålla ett mosaikartat landskap.

Dessa teorier visar att alla de växtätande stora däggdjur som tills nyligen har varit ett karakteristiskt inslag i alla terrestra ekosystem var fullt kapabla att framskapa och upprätthålla skogsgräsmosaiker. Teorierna visar däremot inte var, och i vilken utsträckning, detta gjordes. Många biologer, bland dem exempelvis Rackham (1988), menar dock att även tempererade miljöer (som det nemorala) har haft denna mosaikstruktur.

Mosaiklandskapets tillbakagång

Under senare delen av pleistocen har såväl de stora växtätarna som det mosaikartade savannlandskapet gått starkt tillbaka. Mosaiken har ersatts av mer enhetliga, klimatiskt betingade bälten med skog, stäpper etc. (Guthrie 1984). I detta landskap skapades förutsättningar för idisslarnas mycket kraftiga expansion. De kan, tack vare sina endosymbionter, överleva på en mer ensidig diet.

Det är naturligtvis svårt att ange orsakerna till att de tempererade savannerna, som uppkom under tertiär och förekom ända fram till slutet av pleistocen, därefter minskade dramatiskt. Många forskare har pekat på klimatiska faktorer, exempelvis lägre temperatur och tilltagande aridisering, men också gräsfamiljens (Poaceae) allt större dominans som innebar att störningar i form av bränder ökade i omfattning. Förmodligen är orsakerna till mosaiklandskapets tillbakagång många och delvis samverkande (förutom ovanstående exempel kan man nämna människans jakt, istidernas snabba förflyttningar av biom, konkurrens mellan idisslare och icke-idisslare etc.).

Dessa faktorer verkar dock likformigt över stora arealer, och ger därmed som regel inga mosaiklandskap. Vi menar att mosaiklandskapets långa stabilitet måste förklaras med hjälp av störningsregimer som verkar mer småskaligt, och den viktigaste anser vi vara betespåverkan från stora, icke-idisslande däggdjur.

Vi har visat att många insekter har levnadssätt som passar väl i tempererade savanner med utpräglad mosaikstruktur. Dagens nordiska insektsfauna har till stor del sin evolutionära historia i de tertiära och pleistocena landskapen på norra halvklotet, dvs. under de senaste 60 miljoner åren (Grimaldi 1999). De fördelar de skaffade sig under dessa tidsrymder har ofta blivit till deras nackdel i dagens mer ensartade natur.

I liten skala har dock mosaikartade strukturer funnits kvar även i sen tid. Den tempererade savannen finns inte längre som biom men det småskaliga odlingslandskapet erbjuder många strukturella likheter (Rackham 1998) och därför har många insekter kunnat överleva här. Den artrikedom vi i dag förknippar med det småskaliga, äldre odlingslandskapet beror sannolikt på dess funktionella likhet med tertiära biom. Ett mosaiklandskap med stort innehåll av olika biotoper ger en stor artrikedom av insekter varav många har nyckelfunktioner (t.ex. som pollinatörer) i de flesta landmiljöer (DeLettre m.fl. 1998, Nilsson 1991). Många arter har hittat acceptabla refugiemiljöer i träd- och buskklädda odlingslandskap. Detta betyder dock inte nödvändigtvis att det småskaliga odlingslandskapet utgör optimala miljöer för dessa arter.

Mosaikprincipen och naturvården

Odlingslandskapets flora och fauna har blivit kraftigt utarmad under senare tid (Naturvårdsverket 1994). Insektslivet i odlingsmarker har inte blivit undersökt på samma ingående sätt som blomväxterna men hotbilderna är säkerligen minst lika allvarliga (Thomas 1991). Thomas visade att ett område i England (Suffolk 1850-1980) som hade förlorat 5 % av sina kärlväxter, under samma period hade mist 42 % av sina dagfjärilsarter. Insekterna har många unika egenskaper som gör att man måste beakta dem särskilt i naturvårdsarbetet. Många insekter är beroende av ett småskaligt landskap där olika biotoper finns samtidigt och i nära anslutning till varandra. Mångfalden av biotoper är därför mycket viktig i bevarandearbetet.

Många insekter har tillfälliga populationer i små områden (exempelvis ett torrträd, ett buskage, ett kadaver eller en rishög). De finns där en tid för att sedan dö ut men förhoppningsvis har några individer hunnit kolonisera en ny liknande miljö före utdöendet. För att dynamiken skall fungera krävs en ständig tillgång på dessa små och ofta tillfälliga miljöer. Man kan därför förvänta sig att några år med olämpliga miljöförhållanden slår ut känsliga arter. Specialiserade växtätare och pollinatörer är beroende av att lämpliga växter finns i tillräcklig mängd. Några få plantor av varje art i en äng är ofta inte tillräckligt för dem. De flesta arter som lever i mer kortvariga biotoper är som regel lättspridda och kan hitta nya lokaler inom rimliga avstånd (några kilometer). Det lönar sig därför ofta att nyskapa insektsmiljöer.

Kunskapen om interaktioner mellan lövskogens och odlingsmarkens organismer bör utnytt-

jas i det fortsatta naturvårdsarbetet. Det är till exempel av stor vikt att såväl lövskogar som gräsmarker och olika successionsstadier ingår i nya reservat som avsätts även om det primärt är en äldre lövskog man vill skydda.

Många naturvårdare anser att odlingslandskapets växt- och djurliv först och främst bör skyddas genom intensiv hävd med traditionella metoder. Man har nästan schablonmässigt strävat efter att återskapa ett kulturlandskap från 1700- eller 1800-talet i tron att detta skulle vara optimalt för det småskaliga landskapets organismer. Eventuella intilliggande skogsmarker brukar inte betraktas som en del av dessa restaurerings- och skötselprojekt. Några få kärlväxter som är beroende av hård hävd har fått styra naturvårdsarbetet. Vegetation stadd i succession har man närmast betraktat som något ont, något som till varje pris måste bekämpas. Den största delen av den biologiska mångfalden – däribland de flesta insekter – är dock mer beroende av ett mosaikartat landskap än av likformiga ytor med hård hävd. Insekterna behandlas ofta styvmoderligt och utelämnas i många fall i naturvårdsobjektens målformuleringar. Deras förekomster dokumenteras i de flesta fall inte alls trots att de utgör den artrikaste djurgruppen i alla typer av landmiljöer (Wilson 1987).

På samma sätt har lövskog i alltför hög grad lämnats för fri utveckling. I denna miljö har strävan ofta varit att återskapa ett förmodat naturgivet landskap – urskogen. Med ökad kunskap om de samband som finns mellan gräsmark och lövskog måste vi uppmärksamma såväl hävdens betydelse i lövskogsmiljöer som ohävdens betydelse i odlingslandskapet. Eftersom betespåverkan i olika former historiskt sett har spelat en nyckelroll bör olika typer av beten utgöra en viktig del i skötseln av dessa naturtyper.

Det urvalssystem av natur som blivit regel i samband med att Sverige blev en del av EU bygger på statiska "typer" av olika naturavsnitt – de s.k. EU-habitaten. I ett sådant system blir det svårt att argumentera för att inkludera en ohävdad gräs-buskmark intill ett värdefullt odlingslandskap eller invid en sluten högskog med fri utveckling, trots att detta skulle gynna – och i flera fall är en absolut nödvändighet för – den entomologiska mångfalden. Vi har tyvärr fortfarande en tro att de nemorala lövskogsmiljöerna återgår till något slag av "naturligt ekosystem", till vilket alla de ingående arterna är anpassade, om vi lämnar dem för fri utveckling. Detta synsätt är inte korrekt. Pollenanalyser av äldre skogslandskap visar en stor mängd pollen av ek och hassel – två arter som försvinner vid "fri utveckling" – och vittnar därmed om ett betespräglat skogslandskap (Vera 2000).

Vår vana att behandla skog för sig och odlingslandskapet för sig har lett till att man lagt huvudansvaret för vad som händer med den biologiska mångfalden i skogen på skogsbrukssektorn medan jordbrukssektorn fått huvudansvaret för ängs- och hagmarkerna. Detta sektorstänkande är enligt vår mening inte optimalt när det gäller att arbeta med mångfalden i lövskogar och odlingsmarker. Vi föreslår istället att man ser på detta som en helhet, resterna av *den tempererade savannen*, som i landskapet bildar en mosaik av öppna eller glest trädklädda gräsmarker, lövsnår, högörtängar och slutna lövskogar. Med detta synsätt skulle man på ett mycket bättre sätt kunna arbeta med den biologiska mångfalden i nemorala miljöer.

Tack

Värdefulla synpunkter på tidigare versioner av denna artikel, eller delar av den, har lämnats av Karl-Olof Bergman, Thomas Ranius, Mikael Sörensson, Björn Nordén, Björn Cederberg, Heidi Paltto och Mikael Finsberg.

Litteratur

Askling, J. & Ignell, H. 1995. Förändringar av dagfjärilsfaunan under igenväxning av naturbetesmarker. Examensarbete vid avdelningen för biologi. Institutionen för Fysik och Mätteknik. Linköpings Universitet.

Atsatt, P.R. 1981. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. – Am. Nat. 118: 638-654.

Baumann, P, Moran, N.A. & Baumann, L. 1997. The evolution and genetics of aphid endosymbionts. – BioScience 47: 12-20.

Bergman, K.-O. 1996. Röjning i lövskogen kan rädda dårgräsfjärilen. – Fauna och Flora 91: 6-11.

Bergman, K.-O. 1998. Host plant choice, habitat selection, dispersal ability and population structure of a threatened butterfly, *Lopinga achine*. Linköping Studies in Science and Technology. Thesis No. 686. Linköping.

Bergman, P. 1997. Chemical communication in bumblebee premating behaviour. Dissertation. Göteborg University. Department of Chemical Ecology. Göteborg.

Bernes, C. (red.) 1994. Biologisk mångfald i Sverige. Monitor 14. Naturvårdsverket. Solna.

Bronstein, J.L. 1995. The plant-pollinator landscape. In: Hansson, L., Fahrig, L. & Merriam, G. (eds.). Mosaic Landscapes and Ecological Processes. pp. 256-288. Chapman & Hall.

Cederberg, B. & Löfroth, M. (red.) 2000. Svenska djur och växter i det europeiska nätverket Natura 2000. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.

Cederberg, B. 1999. Vilda bin. In: "Pollination – är den nödvändig för landskap och odling?" – Kungl. Skogs- och Lantbruksakademin 138 (3): 63-68. Stockholm.

Chernetsov, N. 1998. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance. – Ornis Svecica 8:77-82.

Corbet, S.A. 2000. Conserving compartments in pollination webs. – Conservation Biology 14: 1229-1231.

Dal, B. 1978. Fjärilar i naturen. Europas dagfjärilar. 1 Nordeuropa. Wahlström & Widstrand. Stockholm.

Davies, N.B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. – Anim. Behav. 26: 138-147.

DeLettre, Y.R., Morvan, N., Trehen, P. & Grootaert, P. 1998. Local biodiversity and multi-habitat use in empidoid flies (Insecta: Diptera, Empidoidea). – Biodiversity and Conservation 7: 9-25.

Dempster, J.P. 1997. The role of larval food resources and adult movement in the population dynamics of the orange-tip butterfly (*Anthocharis cardamines*). – Oecologia 111: 549-556.

Dennis, R.L.H. 1982. Mate locations strategies in the wall brown butterfly *Lasiommata megera* L. (Lep. Satyridae): wait or seek? – Entomol. Rec. J. Var. 94: 209-214.

Dennis, R.L.H., Shreeve, T.G. & Sparks, T.H. 1998. The effects of island area, isolation and source population size on the presence of the grayling butterfly *Hipparchia semele* (L.) (Lepidoptera: Satyrinae) on British and Irish offshore islands. – Biodiversity and Conservation 7: 765-776.

Ebenhard, T. 1995. Våtmarksfjärilar i ett fragmenterat landskap – små populationers överlevnad. – Ent. Tidskr. 116: 73-82.

Ekstam, U. & Forshed, N. 1992. Om hävden upphör. Kärlväxter som indikatorarter i ängs- och hagmarker. Naturvårdsverkets förlag. Värnamo.

Eliasson, C. 1991. Studier av boknätfjärilens, *Euphydryas maturna* (Lepidoptera, Nymphalidae), förekomst och biologi i Västmanland. – Ent. Tidskr. 112(4): 113-124.

Elmqvist, T. 1999. Is there a pollination crisis? – a global overview. – K. Skogs- o. Lantbr.akad. Tidskrift. 183(3): 9-17.

Erhardt, A. & Thomas, J.A. 1991. Lepidoptera as indicators of change in the seminatural grasslands of lowland and upland Europe. In: Collins, N.M. & Thomas, J.A. (eds.). The conservation of insects and their habitats. Academic Press. London. 213-237.

Eriksson, M.O.G. & Hedlund, L. (red.). 1993. Biologisk mångfald. Naturvårdsverket. Rapport 4138. Solna.

Forman, R.T.T. & Baudry, J. 1984. Hedgerows and hedgerow networks in landscape ecology. – Environmental Management 8: 495-510.

Greiff-Andersson, C. 1998. Habitatval och äggläggningspreferenser hos gullvivefjärilen *Hamearis lucina* Linnaeus 1758 (Riodinidae) i Östergötland. Examensarbete vid avdelningen för biologi. Institutionen för Fysik och Mätteknik. Linköpings Universitet.

Grimaldi, D. 1999. The co-radiation of pollinating insects and angiosperms in the cretaceous. – Ann. Missouri Bot. Gard. 86: 373-406.

Guthrie, R.D. 1984. Mosaics, allelochemics and nutrients. In: Martin, P. S. & Klein, R. G. (eds.). Quaternary extinctions: 259-298. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona.

Gärdenfors, U. (ed.) 2000. Rödlistade arter i Sverige 2000 – The 2000 Red List of Swedish Species. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.

Gärdenfors, U. 1984. Studier av bladlussteklarnas systematik och biologi. – Ent. Tidskr. 105: 6-8.

Götmark, F., Gunnarsson, B. & Andrén, C. 1998. Biologisk mångfald i kulturlandskapet. Naturvårdsverket. Rapport 4835. Solna.

Heie, O.E. 1980-1995. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. I-VI. – Fauna Ent. Scand.

Hill, J.K.; Thomas, C.D & Lewis, O.T. 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperis comma* butterflies: implications for metapopulation structure. – J. of Animal Ecology 65: 725-735.

Jachmann, H. & Bell, R.H.V. 1985. Utilization by elephants of the *Brachystegia* woodlands of the Kasunga National Park, Malawi. – Afr. J. Ecol. 23: 245-258.

Jennersten, O. 1980. Födoval och rörelsemönster av citronfjäril. – Ent. Tidskr. 101: 109-114.

Jonsell, M., Weslien, J. & Ehnström, B. 1998. Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. – Biodiversity and Conservation 7: 749-764.

Kearns, C.A, Inouye, D.W. & Waser, N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 29: 83-112.

Kearns, C.A. & Inouye, D.W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. – BioScience 47: 297-307.

Kruys, I. 1998. The Duke of Burgundy Butterfly (*Hamearis lucina* Linnaeus 1758). Observations regarding its ecology on Omberg in Östergötland, Sweden. [Studier av gullvivefjärilens (*Hamearis lucina* Linnaeus 1758) ekologi på Omberg i Östergötland.] – Ent. Tidskr. 119 (2): 77-82.

Kullenberg, B. 1991. (rec) Vildbin – ekologisk ryggrad i många terrestriska biocoenoser, om de vilda biarterna i Baden-Wurtemburg. – Ent. Tidskr. 112: 43-48.

Law, B.S. & Dickman, C.R. 1998. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications for conservation and management. – Biodiversity and Conservation 7: 323-333.

Laws, R.M. 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. – Oikos 21: 1-15.

Loertscher, M., Erhardt, A. & Zettel, J. 1995. Microdistribution of butterflies in a mosaic-like habitat: The role of nectar sources. – Ecography 18: 15-26.

Moran, A.N. 1988a. The evolution of host-plant alternation in aphids: evidence for specialization as a dead end. – Am. Nat. 132: 681-706.

Moran, A.N. 1988b. Aphid life cycles: two evolutionary steps. – Am. Nat. 136: 135-138.

Moran, A.N. 1992. The evolution of aphid life cycles. – Annu. Rev. Entomol. 37: 321-348.

Muller-Dombois, D. 1972. Crown distortion and elephant distribution in the woody vegetation of Ruhuna National Park. Ceylon. – Ecology 53: 208-226.

Murphy, D.D., Menninger, M.S. & Ehrlich, P.R. 1984. Nectar source distribution as a determinant of oviposition host species in *Euphydrias chalcedona*. – Oecologia 62: 269-271.

Nilsson, E.G. 1991. The wasp, and bee fauna of the Ridö archipelago in lake Mälaren, Sweden (Hymenoptera, Aculeata). – Ent. Tidskr. 112: 79-92.

Nilsson, S.G. and Baranowski, R. 1994. Indikatorer på jätteträdskontinuitet – svenska förekomster av knäppare som är beroende av grova, levande träd. – Ent. Tidskr. 115: 81-97.

Nilsson, S.G. and Baranowski, R. 1996. Förändringar i utbredningen av den boreala skogens vedlevande knäppare. – Ent. Tidskr. 117: 87-101.

Oates, M.R. 1995. Butterfly conservation within the management of grassland habitats. In: A.S. Pullin (ed.). Ecology and conservation of butterflies. Chapman & Hall. London. 98-112.

Olff, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., Maeyer, K. de & Smit, R. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. – Plant Biology 1: 127-137.

Owen-Smith, N. 1987. Pleistocen extinctions: The pivotal role of megaherbivores. – Paleobiology 13: 351-362.

Owen-Smith, N. 1988. Megaherbivores. Cambridge University Press.

Owen-Smith, N. 1989. Megafaunal extinctions: the conservation message from 11 000 years B.P. – Conserv. Biol. 3: 405-412.

Pollard, E. 1979. Population ecology and change in range of the White Admiral butterfly *Ladoga camilla* L. in England. – Ecological Entomology 4: 61-74.

Rackham, O. 1998. Savanna in Europe. In: Kirby, K.J. & Watkins, C. (eds.). The Ecological History of European Forests. CAB International. Oxon.

Ranius, T. & Jansson, N. 2000. The influence of forest regrowth, original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. – Biological Conservation 95: 85-94.

Sahlén, G., Pettersson, R.G. & Sjöberg, K. 1999. Insektsindikatorer i mosaiklandskap med våtmarker. – Forskning och Framsteg nr 2/99.

Shreeve, T.G. 1984. Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*. – Oikos 42: 371-377.

Steffen-Dewenter, I. & Tscharntke, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. – Oecologia 122: 288-296.

Sörensson, M. 1996. Sydsvenska kortvingar (Coleoptera: Staphylinidae) ur ett naturvårdsperspektiv: 1. *Quedius truncicola*. – Ent. Tidskr. 117: 11-22.

Sörensson, M. 2000. Insektsinventering av "kanin-

landet". Tekniska förvaltningen. Park- & naturkontoret. Lunds kommun.

Thomas, J.A. 1991: Rare species conservation: case studies of European butterflies. In: Spellerberg, I.F., Goldsmith, F.B. & Morris, M.G. (eds.). The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation. – Blackwell Scientific Publications. Oxford. 149-197.

Thomas, J.A. 1993. Holocene climate changes and warm man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies possess unnatural early-successional habitats. – Ecography 16: 278-284.

Thomas, J.A. 1995. The conservation of declining butterfly populations in Britain and Europe: priorities, problems and successes. – Biol. J. of the Linn. Soc. Suppl. 56: 55-72.

Torp, E. 1994. Danmarks Svirrefluer (Diptera: Syrphidae). Danmarks Dyreliv Bind 6. Apollo Books. Stenstrup.

Warren, M.S. & Key, R.S. 1991. Woodlands: Past, Present and Potentials for Insects. In: Collins, N.M. & Thomas, J.A. (eds.). The conservation of insects and their habitats. 15th Symp. of R. Entomol. Soc. London. Academic Press. London.

Warren, M.S. 1992. The conservation of british butterflies. In: Dennis R.L.H. (ed.). The ecology of butterflies in Britain Oxford University Press. Oxford. 246-274.

Warren, M.S. 1995. Managing local microclimate for the high brown fritillary, *Argynnis adippe*. In: A.S. Pullin (ed.). Ecology and conservation of butterflies. Chapman & Hall. London. 198-210.

Weibull, A.-C., Bengtsson, J. & Nohlgren, E. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. – Ecography 23: 743-750.

Weislo, W.T. & Cane, J.H. 1996. Floral resource utilization by solitary bees and expliotation of their stored products by natural enemies. – Annu. Rev. Entomol. 41: 257-286.

Vera, F. 2000. Large herbivores and the management of natural landscapes – oak and hazel as metaphors for diversity. In: H. Synge & J. Akeroyd (eds.). Planta Europa. Proceedings of the second conference on the conservation of wild plants. The Swedish Threatened Species Unit. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala. 293-300.

Wesserling, J. & Tscharntke, T. 1995. Homing distances of bees and wasps and the fragmentation of habitats. – Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angev. Entomol 10: 323-326.

Westrich, P. 1989. Die Wildbienen Baden. Wurttembergs. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.

Westrich, P. 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: Matheson et al. (eds.). The Conservation of bees. Academic Press. London.

Wickman, P.-O. 1996. Dagfjärilslekar. – Ent. Tidskr. 117: 73-85.

Wiklund, C. & Åhrberg, C. 1978. Host plants, nectar source plants and habitat selection of males and females of *Anthocaris cardamines* (Lepidoptera). – Oikos 31: 169-183.

Wiklund, C. 1977a. Observationer över äggläggning, födosök och vila hos Donzels blåvinge, *Aricias nicias scandicus* Wahlgr. (Lep. Lycaenidae). – Ent. Tidskr. 98: 1-4.

Wiklund, C. 1977b. Oviposition, feeding and spatial separation of breeding and foraging habitats in a population of *Leptidea sinapis* (Lepidoptera). – Oikos 28: 56-68.

Williams, C.S. 1995. Conserving Europe's bees: why all the buzz? – Trends Ecol. Evol. 10: 309-310.

Wilson, E.O. 1987. The little things that run the world. The importance and conservation of invertebrates. – Trends Ecol. Evol. 1: 344-346.

Völkl, W. & Vohland, K. 1996. Wax cover in larvae of two *Scymnus* species: do they enhance coccinellid larval survival? – Oecologia 107: 498-503.

Yeboah, G.K. & Woodell, S.R.J. 1987. Nectar production, sugar content, aminoacids and potassium in *Prunus spinosa* L., *Crataegus monogyna* Jacq. and *Rubus fruticosus* L. At Wytham, Oxfordshire. – Functional Ecology 1: 251-259.

Zimov, S.A., Chuprynin, V.I., Oreshko, A.P., Chapin, III. F.S., Reynolds J.F. & Chapin, M.C. 1995. Steppe—tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the pleistocene. – Am. Naturalist 146: 765-794.

Ås, S. 1999. Invasion of matrix species in small habitat patches. – Conservation Ecology 3(1).